| AMAZONIANA | I | 4 | 303—310 | Kiel, Dez. 1968 |
|---|---|---|---|---|

(From: Max-Planck-Institut für Limnologie, Abt. Tropenökologie, Plön/H., Germany, and Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil)

# Litter Production in an Area of Amazonian Terra Firme Forest. Part II. Mineral Nutrient Content of the Litter

by Hans Klinge

Pedologist, MPI of Limnology, Department of Tropical Ecology, Plön,

and

William A. Rodrigues

Head, Forest Research Division, I.N.P.A., Manaus.

## Contents



## Abstract

Annually 2.2 P, 12.7 K, 5.0 Na, 18.4 Ca and 12.6 Mg (kg/ha/yr., averages of both years) returned with litter to the soil. Ash content measured 246.8 kg/ha/yr.

## Introduction

Subsequently to analyzing organic matter of litter of an evergreen rain forest of the Manaus area, total ash and macro-nutrient contents (P, K, Na, Ca, Mg) of both the annual litter samples of 1963 and the monthly litter fractions of 1964 (Klinge and Rodrigues 1968) were determined in the Soils Laboratory at Plön.

## Analytical Procedures

Total phosphorus was determined following the method described by Ulrich et al. (1960) using a mixture of hydrochloric, nitric, sulfuric and perchloric acids for oxidation of the organic matter, and molybdenic acid for colour development.

Ash contents were determined gravimetrically after ignition of the samples at 550 °C in a muffle furnace.

Table 1 Nutrients in Litter of Tropical and Other Forests

| Region | Forest | Litter | O. M. | Nutrients (kg/ha/yr.) | | | | | Ratios | | | | Per cent O. M. | | | | | Ash | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | t/ha/yr. | P | K | Na | Ca | Mg | C/P[1] | N/P | K/Na | Ca/Mg | P | K | Na | Ca | Mg | kg/ha/yr. | per cent O. M. |
| Senegal, Casamance (Maheut and Dommergues 1960) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Teak Plantation | Leaf litter, dry | 5.8 | 6 | 39 | — | 132 | 15 | 480 | 6 | — | 9 | 0.1 | 0.7 | — | 2.3 | 0.3 | 580 | 10 |
| | | | 4.7 | 3 | 31 | — | 55 | 18 | 780 | 15 | — | 3 | 0.06 | 0.7 | — | 1.2 | 0.4 | 470 | 10 |
| Congo, Yangambi (Laudelout and Meyer 1955) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Mixed forest | Total litter, dry | 12.4 | 7 | 48 | — | 105 | 53 | 890 | 32 | — | 2 | 0.06 | 0.4 | — | 0.8 | 0.4 | — | — |
| | *Brachystegia* Forest | | 12.3 | 9 | 62 | — | 91 | 44 | 680 | 25 | — | 2 | 0.07 | 0.5 | — | 0.7 | 0.4 | — | — |
| | *Macrolobium* Forest | | 15.3 | 9 | 87 | — | 84 | 49 | 850 | 17 | — | 2 | 0.06 | 0.6 | — | 0.6 | 0.3 | — | — |
| | Secondary Forest | | 14.9 | 4 | 104 | — | 124 | 43 | 1,860 | 35 | — | 3 | 0.03 | 0.7 | — | 0.8 | 0.3 | — | — |
| Ghana, Kade (Nye 1961, Nye and Greenland 1960) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | High forest | Total litter, Oven-dry | 10.5 | 7.3 | 68 | — | 206 | 45 | 720 | 27 | — | 5 | 0.07 | 0.7 | — | 2 | 0.4 | — | — |
| | | Leaf litter, Oven-dry | 7.0 | 6.1 | 70 | — | 141 | 38 | 570 | 25 | — | 4 | 0.09 | 1.0 | — | 2.0 | 0.5 | — | — |
| Colombia (Jenny et al. 1949) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Broad-leaved Rain forest | Total litter, Oven-dry | 8.5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1,220[2] | 14.4 |
| | Broad-leaved Forest | | 10.1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 760[2] | 7.5 |
| Amazonia, Manáus (this paper) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Terra firme Forest | Oven-dry matter 1963: Leaves | 6.4 | 1.9 | 11.5 | 4.9 | 13.8 | 11.5 | 1,680 | 51 | 2 | 1 | 0.03 | 0.2 | 0.08 | 0.2 | 0.2 | 239.9 | 3.8 |
| | | Wood | 1.3 | 0.3 | 1.3 | 0.3 | 3.7 | 2 | 2,170 | 52 | 4 | 2 | 0.02 | 0.1 | 0.02 | 0.3 | 0.2 | 28.8 | 2.2 |
| | | Fruits | 0.2 | 0.08 | 0.6 | 0.08 | 0.4 | 0.3 | 1,250 | 23 | 8 | 1 | 0.04 | 0.3 | 0.04 | 0.2 | 0.2 | 4.6 | 2.3 |
| | | Total litter | 7.9 | 2.28 | 13.4 | 5.28 | 17.9 | 13.8 | 1,750 | 50 | 3 | 1 | 0.03 | 0.2 | 0.07 | 0.2 | 0.2 | 273.3 | 3.5 |
| | | 1964: Leaves | 4.8 | 1.4 | 8.4 | 3.7 | 10.9 | 8.1 | 1,710 | 54 | 2 | 1 | 0.03 | 0.2 | 0.08 | 0.2 | 0.2 | 168.7 | 3.5 |
| | | Wood | 1.4 | 0.3 | 1.3 | 0.8 | 6.6 | 2.6 | 2,330 | 49 | 2 | 3 | 0.02 | 0.09 | 0.06 | 0.5 | 0.2 | 37.6 | 2.7 |
| | | Fruits | 0.5 | 0.3 | 2.2 | 0.2 | 1.1 | 0.7 | 830 | 21 | 11 | 2 | 0.06 | 0.4 | 0.04 | 0.2 | 0.1 | 13.9 | 2.8 |
| | | Total litter | 6.7 | 2.0 | 11.9 | 4.7 | 18.6 | 11.4 | 1,680 | 49 | 3 | 2 | 0.03 | 0.2 | 0.07 | 0.3 | 0.2 | 220.2 | 3.3 |
| Southern Queensland (Webb 1958) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Nothophyll Vine forest | Leaf litter, Oven-dry | 6.7 | 5.6 | 37 | — | 75 | — | 600 | 19 | — | — | 0.08 | 0.6 | — | 1.1 | — | — | — |
| | Simple nothophyll Vine forest | | 3.4 | 1.9 | 12 | — | 25 | — | 870 | 19 | — | — | 0.06 | 0.4 | — | 0.7 | — | — | — |
| New Zealand, North Island (Will 1959) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | *Pinus radiata* Plantation | Total litter, dry | 5.6 | 4.1 | 14.4 | 3.5 | 27.2 | 5.5 | 680 | 9 | 4 | 5 | 0.07 | 0.3 | 0.06 | 0.5 | 0.1 | — | — |
| | *Pinus nigra* Plantation | | 7.9 | 3.4 | 17.9 | 6.4 | 51.1 | 7.6 | 1,160 | 11 | 3 | 7 | 0.04 | 0.2 | 0.08 | 0.7 | 0.1 | — | — |
| | *Pseudotsuga taxifolia* Plantation | | 2.9 | 2.8 | 5.3 | 1.3 | 26.1 | 3.1 | 520 | 8 | 4 | 8 | 0.1 | 0.2 | 0.05 | 0.9 | 0.1 | — | — |
| | *Larix decidua* Plantation | | 3.7 | 2.5 | 4.5 | 1.7 | 21.7 | 4.2 | 740 | 11 | 3 | 5 | 0.07 | 0.1 | 0.05 | 0.6 | 0.1 | — | — |
| New Zealand, North Island (Miller and Hurst 1957) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | *Nothofagus truncata* stand | Leaf litter, Oven-dry | 4.6 | 3.1 | 7.6 | 6.2 | 44.5 | 7.9 | 740 | 18 | 1 | 6 | 0.07 | 0.2 | 0.1 | 1 | 0.2 | 317.4[2] | 6.9 |
| | | Twigs, Oven-dry | 1.5 | 0.6 | 2 | 1.1 | 20.2 | 2.2 | 1,000 | 17 | 2 | 9 | 0.05 | 0.1 | 0.09 | 1.7 | 0.2 | 72[2] | 4.8 |
| | | Total litter, Oven-dry | 6.1 | 3.5 | 9.5 | 7.3 | 65.6 | 15.7 | 870 | 16 | 1 | 4 | 0.06 | 0.2 | 0.1 | 1.1 | 0.3 | 390.4[2] | 6.4 |
| South Carolina (Metz 1952) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Pine stand | Leaf litter, Oven-dry | 4.2 | — | — | — | 20.2 | 6.8 | — | — | — | 3 | — | — | — | 0.5 | 0.2 | — | — |
| | Pine-harwood Stand | | 3.9 | — | — | — | 49.2 | 10.8 | — | — | — | 5 | — | — | — | 1.3 | 0.3 | — | — |
| | Hardwood Stand | | 4.3 | — | — | — | 99.5 | 22.5 | — | — | — | 4 | — | — | — | 2.3 | 0.5 | — | — |
| North America (Lutz and Chandler 1946) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Deciduous Forest | | 2—3 | 4 | 15 | — | 73 | 10 | 250—375 | 5 | — | 7 | 0.1 —0.2 | 0.5—0.8 | — | 2.4—3.7 | 0.3—0.5 | — | — |
| | Conifers | | 2—3 | 2 | 7 | — | 30 | 5 | 500—750 | 13 | — | 6 | 0.07—0.1 | 0.2—0.4 | — | 1 —1.5 | 0.2—0.3 | — | — |
| Central Europe (Ehwald 1957, Scheffer and Ulrich 1960) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Good Forest Stands | Litter | 3.0 | 4 | 1.5 | — | 80 | 5 | 375 | 13 | — | 16 | 0.13 | 1.5 | — | 2.7 | 0.2 | — | — |
| U.S.S.R. (Sonn 1960, Ovington 1962) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Picea Forest | Total litter | 0.8 | 2.7 | 12.3 | — | 47.8 | 7.2 | 148 | 19 | — | 7 | 0.34 | 1.5 | — | 6 | 0.9 | — | — |
| | | | | 2.4 | 16.7 | — | 45.4 | 5.9 | 167 | 22 | — | 8 | 0.3 | 2.1 | — | 5.7 | 0.7 | — | — |

[1]) Calculated on carbon content of 50 per cent.

[2]) Calculated from loss on ignition.

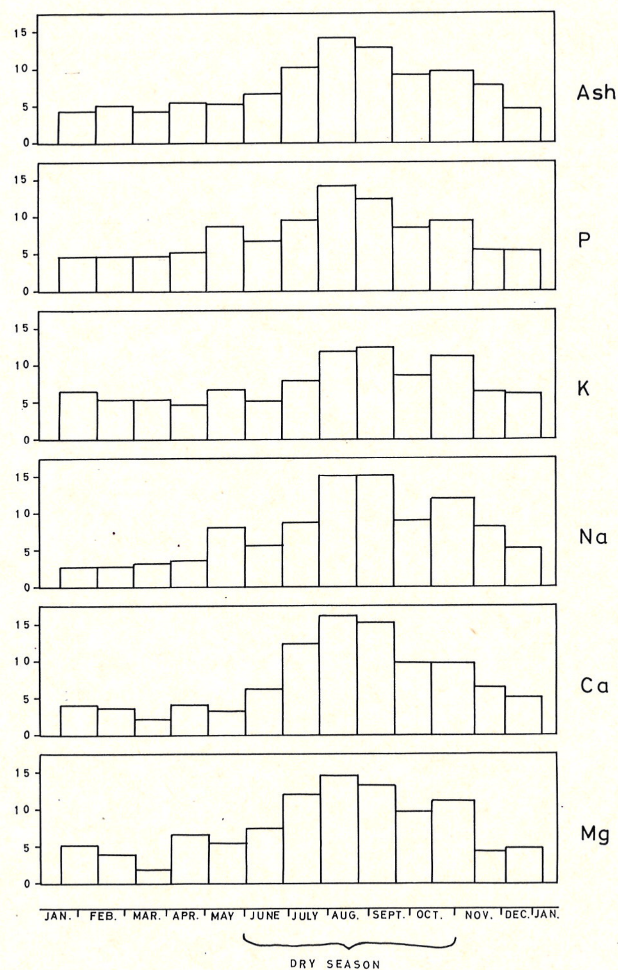



Fig. 1: Monthly ash and nutrient return of leaf litter in 1964 (as percentage of total yield)



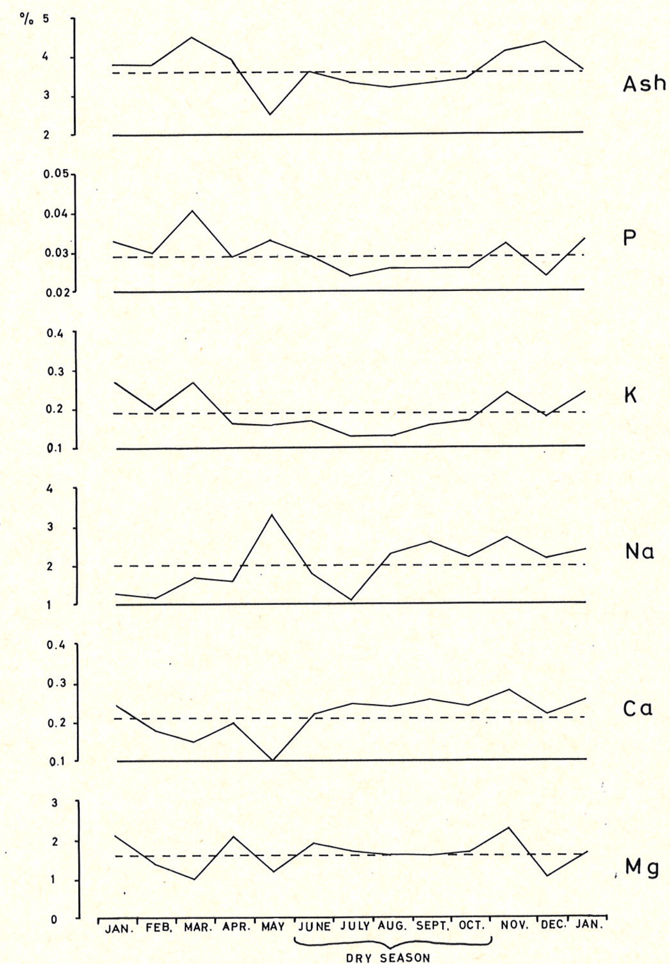



Fig. 2: Monthly ash and nutrient return of leaf litter in 1964 (as percentage of O. M.)

Alcali and earth-alcali were extracted from the ash with hot ten per cent hydrochloric acid. In these extracts, Na, K and Ca were estimated by flame-photometry. Mg was estimated by atomic absorption. A ZEISS PMQ II apparatus was used for the determinations.

On account of the smallness of original samples, mainly of the 1964 collecting period and, especially, of wood and fruit fractions, all samples or part of them of each year were unified prior to ignition, in the proportion of the original weights of these samples. Some too small samples were left out of consideration.

Because the number of samples in which ash and nutrients were determined were smaller than those of the organic matter determinations, the accuracy of measurements is generally lower than shown for organic matter. No respective calculations were performed.

Values given below are on an oven-dry basis.

## Results

The annual return of ash and macro-nutrients to the soil are given in table 1 showing also data on the nutrient content of litter from other forests including tropical ones. It can easily be seen that the annual return of nutrients in the litter of the Amazon forest is much lower than in other forests which is in accordance to its lower litter production. But as to the percentages of nutrients and ash in the litter, the Amazonian forest is also relatively much poorer. This is especially true for phosphorus, potassium and calcium. In turn, it is however relatively rich in magnesium resulting a rather narrow Ca/Mg ratio.

Leaves contain much more ash and nutrients than do wood or fruit, but are poorer than leaves of other tropical forests.

Phosphorus and potassium are highest in fruits, there being small differences between leaves and wood except sodium being very high in leaves. Calcium is higher in wood than in any other litter fraction. Magnesium is equally distributed.

The few data on the ash content appear to indicate that Amazonian forest litter contains much less mineral matter than do other forests ranging between 4.8 and 14.4 per cent. MAHEUT and DOMMERGUES (1960) noted that a value of ten per cent ash in teak litter is exceptionally high.

Differences in ash and nutrient contents of litter fractions of both sampled years are mainly due to the differences in litter production of these years. But there are differences also with regard to their percentage. Wood contained much more sodium and calcium in 1964 than in the preceding year; fruits were richer in calcium, phosphorus and potassium in 1964; leaves had equal contents in both years.

The monthly nutrient and ash return in leaves (expressed as per cent of the total annual yield) is shown in fig. 1. More than fifty per cent of ash and nutrients returned to the soil in the dry season. It cannot be decided whether the differences between humid and dry seasons are due to leaching of litter in the forest or to a real richness of dry season litter.



Fig. 2 shows the oscillations of monthly ash and nutrient return (expressed as a percentage of O. M.) in leaves compared with the respective means. Ash, phosphorus and potassium are lower during the dry season, sodium and earth-alcali are higher. There is no manner to explain exactly this observation which is related to the uptake of nutrients from the soil during both seasons, to return to the trees before the litter-fall and to possible leaching of the litter on the forest floor. It can be concluded, however, that leaching of the litter on the forest floor had not taken place. Otherwise there would be no higher percentages in the humid season.

Monthly return of ash and nutrients in other litter in 1964 cannot be given because only few samples were analyzed.

The poorness of litter in nutrients and ash is supposed to be related to low levels of nutrients in the soil on which the forest grows. But there are no exact data available for the region under discussion which would allow to establish definite relationships between soil and its forest cover (SOMBROEK 1966). SCHWABE (1968), however, when discussing general ecological characteristics of the South American continent striked the importance of low amounts of bioelements circulating in natural ecosystems of this continent.

The fact that the forest of the W. EGLER Forest Reserve is of the mixed type allows the conclusions that its soil offers optimum conditions because under non-optimum conditions single dominant forests grow (RICHARDS 1963).

In connection with this it is mentioned that precipitation is an important factor with regard to the supply of nutrients to the soil (LAUDELOUT 1961), but no data for the Manaus region are available.

The poorness of litter in phosphorus can easily be recognized by the C/P ratios which generally are higher than 1,000 : 1, the ratios for other forests being smaller, and by the N/P ratios as well.

The, by tropical standards, poor quality of the Amazon forest and its litter is indicated not only by a low litter production (see KLINGE and RODRIGUES, Part I), but also by low nutrient contents of the litter. Generalization like that of DOMMERGUES (1963) who wrote: "The actual quantities of the elements involved in the annual cycle is much higher in tropical than in temperate zones, especially as regards nitrogen, magnesium and potassium" seems therefore to be inadequate with regard to the Hylaea.

In addition to macro-elements, the micro-elements Fe, Co, Cu, Mn, Mo and Zn in leaf litter of 1963 (Table 2) were determined following the method described by SCHAUMLÖFFEL (1960, 1962). As there are no data on trace elements of litter of other tropical forests, no evaluation of our data can be given.

Table 2 Some Micro-Elements in Leaf Litter of 1963

| | Fe | Co | Cu | Mn | Mo | Zn |
|---|---|---|---|---|---|---|
| g/ha/yr. . . . . | 1,179.6 | 1.2 | 22.2 | 704.2 | 1.05 | 76.4 |
| ‰ O. M. . . . | 0.18 | 0.00019 | 0.0035 | 0.11 | 0.00016 | 0.012 |

## Resumo

Subsequentemente à análise da matéria orgânica da manta vegetal de uma floresta pluvial perenifolia da região de Manaus, tratam os autores neste trabalho das deter-

minações dos conteúdos de cinza total e macro-nutrientes (P, K, Na, Ca, Mg) efetuadas no Laboratório de Solos de Plön tanto das amostras anuais de manta de 1963 como das frações mensais de manta de 1964.

Devido à pequena quantidade de amostras originais, principalmente da coleta de 1964 e das frações de madeira e fruto especialmente, tôdas as amostras ou parte delas de cada ano foram unidas antes da ignição na proporção dos pêsos originais destas amostras. Algumas amostras demasiadamente pequenas não foram consideradas.

Anualmente, 2.2 P, 12.7 K, 5.0 Na, 18.4 Ca e 12.6 Mg (Kg/ha/ano, médias de 2 anos) voltaram ao solo com a manta vegetal. O conteúdo de cinza foi de 246.8 Kg/ha/ano. Na manta vegetal da floresta amazônica, o retôrno anual de nutrientes é muito inferior do que em outras florestas em iguais condições quanto à produção inferior de detritos vegetais. Quanto às porcentagens de nutrientes e cinza na manta, a floresta amazônica é também relativamente muito mais pobre. Isto é exato especialmente para fósforo, potássio e cálcio. Ao contrário, é relativamente rica, entretanto, em magnésio, resultando numa relação Ca/Mg um tanto limitada.

As fôlhas possuem muito mais cinza e nutrientes do que a madeira ou fruto, porém são mais pobres do que as fôlhas de outras florestas tropicais.

Fósforo e potássio são mais elevados nos frutos, havendo pequenas diferenças entre fôlhas e madeira, excluindo o sódio, que é muito elevado nas fôlhas. Magnésio tem distribuição igual.

Alguns dados sôbre conteúdo de cinza parecem indicar que a manta da floresta amazônica possui muito menos mineral do que outras florestas, que estão dentro da faixa entre 4.8 e 14.4%.

Diferenças nos conteúdos de cinza e nutrientes das frações de manta dos 2 anos são motivadas principalmente pelas diferenças na produção de detritos vegetais dêsses anos. Mas há também diferenças quanto à porcentagem. A madeira continha muito mais sódio e cálcio em 1964 do que no ano anterior; os frutos eram mais ricos em cálcio, fósforo e potássio em 1964; as fôlhas possuiam conteúdos iguais nos 2 anos.

Mais de 50% de cinzas e nutrientes retornaram ao solo durante a estação sêca. Não se pode decidir se as diferenças entre as estações úmidas e sêcas são causadas pela lixiviação da manta ou por uma riqueza real da manta na estação sêca.

Cinza, fósforo e potássio são mais baixos durante a estação sêca; sódio e álcali-terroso são mais elevados. Não há como explicar exatamente esta observação que se relaciona à tiragem de nutrientes do solo durante as 2 estações, ao retôrno às árvores antes da queda dos detritos vegetais e à possível lixiviação da manta no chão da floresta. Pode-se concluir, entretanto, que não se deu a lixiviação da manta no chão da floresta. Aliás, não deveria haver porcentagens mais elevadas na estação úmida.

Supõe-se que a pobreza da manta em nutríentes e cinza está relacionada aos níveis baixos de nutrientes no solo em que a floresta se desenvolve. Porém não há dados exatos disponíveis para a região em discursão que permitíssem definir relações entre solo e cobertura florestal.

O fato de ser heterogênea a floresta da Reserva Florestal Walter Egler permíte tirar conclusões de que se deve isto ãs ótimas condições de seu solo porque do contrário se desenvolveriam florestas homogêneas.



Ligado a isto, deve-se mencionar a precipitação como um importante fator relacionado com o suprimento de nutrientes ao solo, porém não há dados disponíveis a êsse respeito para a região de Manaus.

A pobreza da manta em fósforo pode ser fàcilmente reconhecida pelas relações C/P que são geralmente mais elevadas do que 1,000 : 1 e também pelas relações N/P.

Pelos padrões tropicais, a má qualidade da floresta amazônica e de sua manta é devida não só a uma baixa produção de detritos vegetais mas também aos baixos conteúdos de nutrientes da manta.

Complementando os dados sôbre os macro-elementos, êste trabalho apresenta alguns micro-elementos encontrados nos detritos foliares de 1963, determinados pelo método de Schaumlöffel. Os valôres dêsses micro-elementos são os seguintes: Fe 1,179.6; Co 1.2; Cu 22.2; Mn 704.2; Mo 1.05; e Zn 76.4 g/ha/ano. Como não há dados comparáveis sôbre êsses elementos na manta de outras florestas tropicais, êsses resultados deixam de ser avaliados pelos autores.

## References


Dommergues, Y. (1963): Les cycles biogéochimiques des éléments minéraux dans les formations tropicales. Bois Forêts Trop., vol. 87, p. 9—25.

Ehwald, E. (1957): Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. 56 p. (Sber. dt. Akad. LandwWiss., No. 6).

Jenny, H., Gessel, S. P., and Bingham, F. T. (1949): Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sci., vol. 68, p. 419—432.

Klinge, H., and William A. Rodrigues (1968): Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. Part I. Amazoniana, vol. 1, no. 4, p. 287—302.

Laudelout, H. (1961): Dynamics of tropical soils in relation to their fallowing techniques. 111 p. Rome, FAO.

Laudelout, H., and Meyer, J. (1955): Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. In: Trans. 5th int. Congr. Soil Sci., Léopoldville 1954, vol. 2, p. 267—272.

Lutz, H. I., and Chandler, R. F. (1946): Forest soils. New York, Wiley. 514 p.

Maheut, I., and Dommergues, Y. (1960): Les teckeraies de Casamance. Bois Forêts Trop., vol. 70, p. 25—42.

Metz, L. J. (1952): Weight and nitrogen and calcium content of the annual litter fall of forest in the South Carolina piedmont. Proc. Soil Sci. Soc. Am., vol. 16, p. 38—41.

Miller, R. B., and Hurst, F. B. (1957) The quantity nutrient content of hard beech litter. 14 p. (N. Z. For. Res. Notes no. 8, Soil Bur. Publ. no. 114).

Nye, P. H. (1961): Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. Pl. Soil, vol. 12, no. 4, p. 333—346.

Nye, P. H., and Greenland, D. J. (1960): The soil under shifting cultivation. 156 p. (Tech. Commun. Commonw. Bur. Soil Sci. no. 51).

Ovington, J. D. (1962): Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. In: J. B. Cragg (ed.) Adv. ecol. Res., vol. 1, p. 103—192.

Richards, P. W. (1963): What the tropics can contribute to ecology. J. Ecol., vol. 51, no. 2, p. 231 to 241.

SCHAUMLÖFFEL, E. (1960): Über die colorimetrische Bestimmung der Mikronährstoffe Kupfer, Zink, Cobalt, Mangan, Eisen und Molybdän aus einer Aschenlösung durch fraktionierte Extraktion. Landw. Forsch., vol. 13, p. 278—286.

SCHAUMLÖFFEL, E. (1962): Über die photometrische Bestimmung von Cu, Zn, Co, Mn, Fe und Mo in Böden, Düngemitteln und physiologischen Flüssigkeiten. Landw. Forsch., vol. 15, p. 60—63.

SCHEFFER, F., and ULRICH, B. (1960): Lehrbuch der Agrikulturchemie und Bodenkunde. Part III. Humus und Humusdüngung. Vol. 1. Stuttgart, Enke, 266 p.

SCHWABE, G. H. (1968): Towards an ecological characterisation of the South American continent. In: E. J. FITTKAU, J. ILLIES, H. KLINGE, G. H. SCHWABE and H. SIOLI (ed.) Biographie und Ökologie in Südamerika. Vol. 1. Junk, The Hague.

SOMBROEK, W. G. (1966): Amazon soils. A reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region. 292 p. (Agric. Res. Reports No 672, Wageningen, The Netherlands, Centre for Agricultural Publications and Documentation PUDOC).

SONN, S. W. (1960): Der Einfluß des Waldes auf die Böden. Jena, VEB Fischer. 166 p.

ULRICH, B., HEMPLER, K., and BENZLER, J.-H. (1960): Zur analytischen Bestimmung von Gesamtphosphorsäure und lactatlöslicher Phosphorsäure in Bodenproben. Phosphorsäure, vol. 20, p. 344—347.

WEBB, L. J. (1958): Note on the studies on rain-forest vegetation in Australia. In: Unesco (ed.) Proc. Kandy Symposium 1956, Humid Tropics Research, p. 171—174.

WILL, G. M. (1959): Nutrient return in litter and rainfall under some exotic conifer in New Zealand. N. Z. Jl agric. Res., vol. 2, p. 719—734



| AMAZONIANA | I | 4 | 311—322 | Kiel, Dez. 1968 |
|---|---|---|---|---|

Aus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus-Amazonas, Brasilien; Max-Planck-Institut für Limnologie, Abt. Tropenökologie Plön, und Institut für Allgemeine Zoologie der Ruhr-Universität, Bochum.

# Zur Coleopterenfauna amazonischer Böden

Von HERBERT SCHUBART und LUDWIG BECK

Die Käfer gehören zu den regelmäßigen Bewohnern des Bodens. Nach DUNGER (1964) sind sie die bodenbiologisch bedeutendste Pterygotengruppe. Diese Ausage muß wohl auf die gemäßigten Breiten eingeschränkt werden, da in den Tropen Termiten und wahrscheinlich auch Ameisen die Käfer an bodenbiologischer Wirksamkeit übertreffen. Im folgenden geben wir einen Überblick über die Käferfamilien aus dem bodenzoologischen Material, das auf der Forschungsreise von Prof. F. SCHALLER und L. BECK 1965/66 im brasilianischen Amazonasgebiet gesammelt wurde. Es entstammt größtenteils Streu- und Bodenproben von 500 ccm Umfang, die mittels BERLESE-TULLGREN-Apparaturen ausgelesen wurden und umfaßt somit nur die kleineren Käfer des Hemi- und Euedaphon. Auch aus dieser Gruppe geben „BERLESE-Proben" nur einen Auschnitt wieder, der durch das unterschiedliche Verhalten der einzelnen Käferarten gegenüber den im Apparat wirksamen Faktoren, insbesondere dem Licht, gekennzeichnet ist. In einigen Fällen liegen ergänzende Aufsammlungen der epigäischen und hemiedaphischen Fauna von Hand oder mittels Exhaustor vor.

Neben der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir besonders den Herren Prof. Dr. D. BATISTA, Prof. Dr. H. SIOLI und Dr. H. UNGEMACH für die großzügige Förderung unserer Untersuchungen im Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia in Manaus/Brasilien. Den Herren ANTÔNIO DOS SANTOS und UMBERTO DOS SANTOS gilt unser Dank für die vielfache Hilfe bei der Freilandarbeit.

Wie sich bereits früher anhand von BERLESE-Proben aus dem oberen, peruanischen Amazonasgebiet feststellen ließ, treten Käfer in nahezu jeder Probe aus den organischen Bodenschichten auf (Präsenz über 90%) mit einer Abundanz von 20—22 Tieren je Probe (BECK 1963: 322). Auch in den Böden anderer Gebiete der Tropen sind Käfer regelmäßig vertreten; für Insulinde gibt DAMMERMAN (1925: 118) eine Präsenz von 93%, für Panama WILLIAMS (1941: 94) 100% an. In unseren Proben ist die Präsenz in der Gesamtheit der untersuchten Biotope ebenfalls über 90%, der Mittelwert (M) der Abundanz liegt jedoch nur bei 9,0 Tieren/Probe. Der Medianwert (Z), der sich der Schiefheit der Verteilung besser anpaßt (Abb. 1), ist 3,9 und läßt noch deutlicher erkennen, daß die durchschnittlichen Individuenzahlen pro Probe ziemlich niedrig sind. Im mineralischen Boden unter der dünnen Streu-Rohhumusschicht sind die Käfer noch häufig (Präsenz 72%) bei einem Mittelwert der Abundanz von 2,6 (Z = 1,2) Ind./Probe; diese Zahlen entsprechen denen vom oberen Amazonasgebiet.

Eine Übersicht über die in den BERLESE-Proben gefundenen Familien offenbart bereits die große Mannigfaltigkeit der Käferfauna: Insgesamt konnten wir Vertreter von

35 Familien bestimmen, wie Tabelle 1 zeigt. In ihr werden nur Probenstellen aufgezählt, nicht Einzelproben, und grob nach verschiedenen Strata klassifiziert:

1) Oberflächliche Streuschicht (manuelle oder Exhaustor-Aufsammlungen), 2) Ansammlungen organischen Materials an Epiphyten, 3) Organische Bodenschichten, 5) Mineralische Bodenschichten, 6) Streuschicht unter Wasser in Überschwemmungswäldern (2, 3, 5, 6 Berlese-Proben). Insgesamt dominieren mit deutlichem Abstand die 5 Familien *Staphylinidae*, *Pselaphidae*, *Ptiliidae*, *Carabidae* und *Scydmaenidae*. Entsprechend den Präsenzstufen von Tischler (vgl. Beck 1963: 308) sind *Staphylinidae* und *Pselaphidae* als häufige Bewohner des organischen Bestandesabfalls anzusprechen; *Ptiliidae*, *Scydmaenidae* und *Carabidae* finden sich hier verbreitet (Tab. 1, Spalte 4). Die große Zahl der übrigen 30 Familien tritt in der Gesamtheit unserer Proben nur selten auf, und nur 2 dieser Familien erreichen in einem bestimmten Biotop einen höheren Präsenzwert: *Scolytidae* sind in den organischen Bodenschichten der Terra firme verbreitet und *Scarabaeidae* (*Aphodiinae*) fanden sich in 3 von 12 Epiphytenproben (Präsenz 25%).

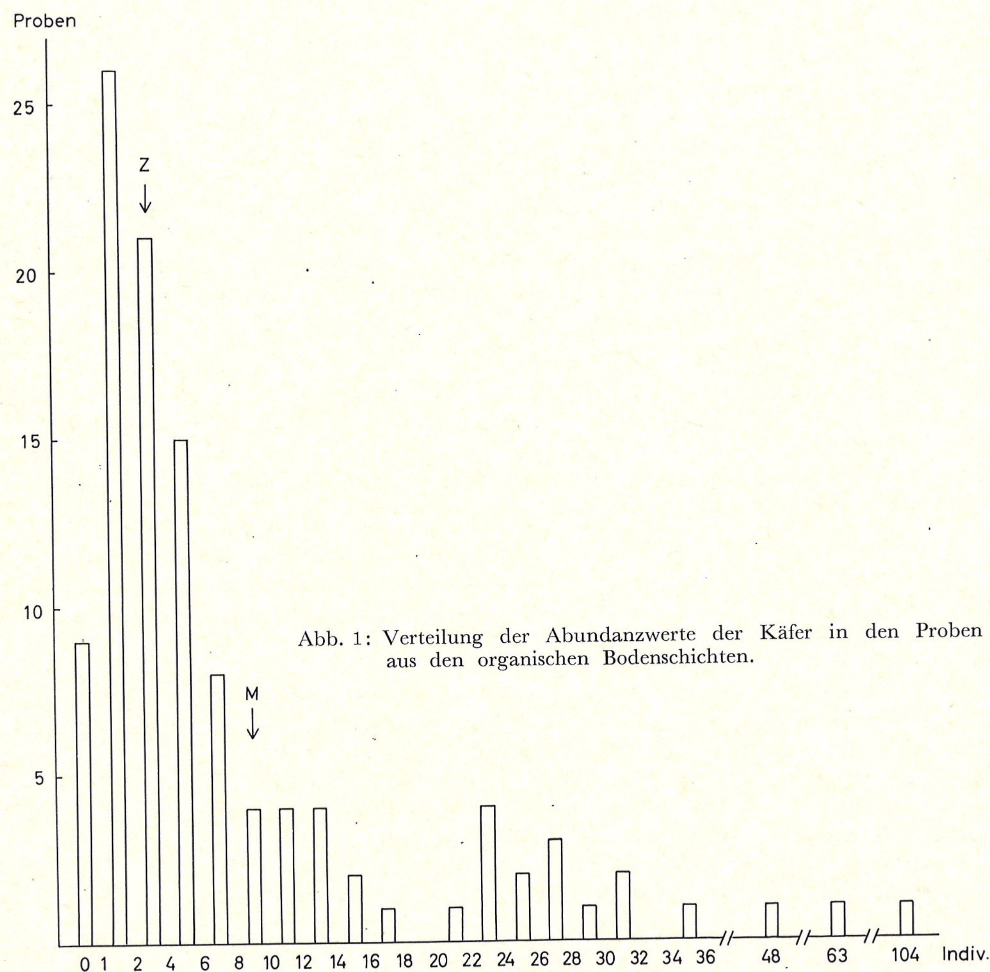



Abb. 1: Verteilung der Abundanzwerte der Käfer in den Proben aus den organischen Bodenschichten.



Für Panama und Insulinde ergibt sich ein ähnliches Bild: Im Waldboden von Barro Colorado Island sind nach Williams (1941: 94ff.) die 4 dominierenden Familien *Staphylinidae* (Präsenz: sehr häufig), *Pselaphidae*, *Ptiliidae* (häufig) und *Carabidae* (verbreitet). *Scydmaenidae* sind ebenfalls verbreitet, werden aber noch von den *Tenebrionidae* und *Histeridae* übertroffen. Die Angaben von Dammerman (1925: 118ff.) über sehr viele und verschiedene Biotope auf Sumatra, Java, Krakatau usw. beruhen auf Oberflächenaufsammlungen von Hand und sind daher nur mit den entsprechenden Werten in unserer Tabelle 1, Spalte 1 vergleichbar. Die 3 dominierenden Familien sind in Insulinde *Staphylinidae* (häufig), *Carabidae* und *Pselaphidae* (verbreitet). Lediglich die in unseren Proben häufigen *Scydmaenidae* sind nach Dammerman selten.

Tabelle 1. Präsenz der Käferfamilien in den verschiedenen Strata aller Probenstellen.

| Probenstellen | 1 oberflächliche Streuschicht Anzahl | % | 2 Epiphyten Anzahl | % | 3 organische Bodenschichten Anzahl | % | 4 Summe 1 + 2 + 3 % | 5 mineralische Bodenschichten Anzahl | % | 6 Streuschicht unter Wasser Anzahl | % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 16 = 100 | | 12 = 100 | | 55 = 100 | | (83) = 100 | 30 = 100 | | 16 = 100 | |
| 1. Staphylinidae . . | 12 | 75 | 3 | 25 | 38 | 69 | 64 | 6 | 20 | 0 | 0 |
| 2. Pselaphidae . . . | 8 | 50 | 6 | 50 | 33 | 60 | 57 | 11 | 37 | 0 | 0 |
| 3. Ptiliidae . . . . | 3 | 19 | 3 | 25 | 31 | 56 | 45 | 9 | 30 | 0 | 0 |
| 4. Scydmaenidae . . | 10 | 62 | 2 | 17 | 22 | 40 | 41 | 7 | 23 | 0 | 0 |
| 5. Carabidae . . . | 10 | 62 | 0 | 0 | 22 | 40 | 38 | 3 | 10 | 1 | 6 |
| 6. Scolytidae . . . | 1 | 6 | 1 | 8 | 10 | 18 | 14 | 4 | 13 | 1 | 6 |
| 7. Dryopidae . . . | 2 | 12 | 0 | 0 | 5 | 9 | 8 | 4 | 13 | 2 | 12 |
| 8. Tenebrionidae . | 1 | 6 | 1 | 8 | 9 | 16 | 13 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9. Scarabaeidae . . | 1 | 6 | 3 | 25 | 8 | 14 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 10. Hydrophilidae . | 1 | 6 | 1 | 8 | 7 | 13 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 11. Curculionidae . . | 2 | 12 | 0 | 0 | 7 | 13 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 12. Nitidulidae . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 13 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 13. Histeridae . . . | 2 | 12 | 0 | 0 | 4 | 7 | 7 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| 14. Anthicidae . . . | 2 | 12 | 1 | 8 | 2 | 4 | 6 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| 15. Cucujidae . . . | 0 | 0 | 2 | 17 | 3 | 5 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 16. Platypodidae . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 4 | 2 | 2 | 7 | 1 | 6 |
| 17. Corylophidae . . | 1 | 6 | 0 | 0 | 2 | 4 | 4 | 2 | 7 | 0 | 0 |
| 18. Chrysomelidae . | 2 | 12 | 1 | 8 | 2 | 4 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 19. Anobiidae . . . | 0 | 0 | 2 | 17 | 2 | 4 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20. Cyphonidae . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 5 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 21. Colydiidae . . . | 0 | 0 | 2 | 17 | 2 | 4 | 5 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| 22. Elateridae . . . | 2 | 12 | 0 | 0 | 1 | 2 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 23. Byrrhidae . . . | 0 | 0 | 2 | 17 | 1 | 2 | 4 | 0 | 0 | 1 | 6 |
| 24. Aderidae . . . . | 0 | 0 | 1 | 8 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 25. Rhysodidae . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| 26. Catopidae . . . | 2 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 27. Leiodidae . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| 28. Lathridiidae . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 29. Dytiscidae . . . | 0 | 0 | 1 | 8 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 30. Cryptophagidae . | 0 | 0 | 1 | 8 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 31. Dermestidae . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| 32. Heteroceridae . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 6 |
| 33. Silphidae . . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 34. indet. . . . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 35. indet. . . . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Alle Familien sind durchschnittlich nur mit wenigen Individuen in den Proben vertreten, ihre Abundanz ist gering. Meist laufen Präsenz und Abundanzwerte parallel, so daß die 5 häufigsten Familien auch die individuenreichsten sind.

Die häufigste Familie *Staphylinidae* haben wir weiter aufgeschlüsselt und fanden 7 Unterfamilien, von denen die phyto-saprophagen *Osoriinae* die individuenreichsten sind; zu ihnen gehören neben den um 1 cm großen Vertretern der Gattung *Osorius* auch wenig mehr als 1 mm lange, schwach pigmentierte, euedaphische Formen. Es folgen der Häufigkeit nach die meist großen *Paederinae*, dann *Tachyporinae*, *Aleocharinae*, *Oxytelinae*, *Xantholininae* und *Staphylininae*.

Die Mittelwerte der Abundanz der dominierenden 5 Familien liegen zwischen 1,2 und 6,6 Ind./Probe; zusammen stellen sie 72% aller Käfer. Die *Scolytidae* erzielen durch ein Massenauftreten an einer einzigen Probenstelle im Waldgebiet bei Guayara-Mirim/Mamoré (116 Tiere in 3 Proben) 14%, alle übrigen 28 Familien zusammen ebenfalls 14%, wobei die Abundanzwerte meist 1 sind und nie über 2 hinausgehen.

Die Aufsammlungen aus den oberflächlichen Streuschichten von Hand oder mittels Exhaustor erfassen vor allem die größeren Käfer und erbrachten 18 Familien, von denen lediglich eine nicht schon in Berlese-Proben gefunden wurde; es sind dies die saprophagen *Catopidae*, die an 2 Stellen in wenigen Exemplaren auftraten. Es dominieren die beiden Familien *Carabidae* und *Staphylinidae* (besonders *Paederinae* mit der Gattung *Echiaster*), die 64% aller Käfer stellen und häufig bis sehr häufig vertreten sind. Ebenfalls häufig, aber wesentlich individuenärmer, treten *Pselaphidae* (unter ihnen myrmecophile *Clavigerinae*) und *Scydmaenidae* auf (21%). Die in Berlese-Proben verbreiteten *Ptiliidae* sind hier wie alle übrigen 13 Familien selten und der Anteil dieser 14 Familien beträgt 15%.

Tabelle 2. Präsenz, Abundanz und Dominanz der 5 dominierenden Käferfamilien in den organischen Bodenschichten verschiedener Biotope (Berlese-Proben, 500 ccm)

| | Terra firme | | | | Inundationsgebiete | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Präsenz % | Abundanz Ind./Probe Mittel | Abundanz Ind./Probe Maximum | Dominanz % | Präsenz % | Abundanz Ind./Probe Mittel | Abundanz Ind./Probe Maximum | Dominanz % |
| Staphylinidae | 43 | 2,2 | 7 | 13 | 86 | 6,6 | 50 | 46 |
| Pselaphidae | 69 | 2,7 | 11 | 26 | 52 | 2,0 | 6 | 8 |
| Ptiliidae | 52 | 3,8 | 18 | 31 | 55 | 5,9 | 23 | 23 |
| Carabidae | 17 | 1,4 | 3 | 4 | 55 | 1,6 | 4 | 7 |
| Scydmaenidae | 65 | 1,7 | 6 | 12 | 21 | 1,2 | 2 | 3 |

Ein Vergleich der Besiedlung verschiedener Biotope durch die Käfer läßt einige charakteristische Unterschiede erkennen. In den organischen Bodenschichten der Terra firme und der Überschwemmungswälder fanden wir zwar nahezu gleichviele und im wesentlichen die gleichen Familien (27 bzw. 29), doch die Präsenz- und Abundanzwerte der einzelnen Familien sind sehr verschieden. In den Wäldern der Terra firme sind *Pselaphidae*, *Ptiliidae* und *Scydmaenidae* häufig, und den Individuenzahlen (Abundanz) nach dominieren *Ptiliidae* und *Pselaphidae* (Tab. 2). In den Überschwemmungswäldern sind *Staphylinidae* (vor allem *Osoriinae* und *Paederinae*) sehr häufig, *Pselaphidae*, *Ptiliidae*,



*Carabidae* häufig; die *Staphylinidae* stellen mit 46% fast die Hälfte aller Individuen, gefolgt von den *Ptiliidae* mit 23%. Die Renkonen'sche Zahl, die die Identität der Dominanzwerte angibt, beträgt in Überschwemmungswäldern und den Wäldern der Terra firme für die genannten Familien 57% (Dominanzwerte der 5 Familien zusammen = 100% gesetzt). Die Unterschiede der Abundanzwerte in den beiden Lebensräumen sind für die 5 dominierenden Familien zusammen mit P = 0,045 bei der im bodenbiologischen Bereich allgemein angenommenen kritischen Grenze von 5% (Müller 1965; Murphy 1962) als gesichert anzusehen (vgl. Tab. 4).

Tabelle 3. Präsenz, Abundanz und Dominanz der 5 dominierenden Käferfamilien in den oberflächlichen Streuschichten verschiedener Biotope (Oberflächen-Aufsammlungen, 1 qm)

| | Terra firme | | | | Inundationsgebiete | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Präsenz % | Abundanz Ind./Probe Mittel | Abundanz Ind./Probe Maximum | Dominanz % | Präsenz % | Abundanz Ind./Probe Mittel | Abundanz Ind./Probe Maximum | Dominanz % |
| Staphylinidae | 63 | 4,6 | 14 | 31 | 88 | 15,3 | 46 | 31 |
| Pselaphidae | 63 | 5,0 | 11 | 33 | 38 | 14 | 26 | 12 |
| Ptiliidae | 25 | 1,0 | 1 | 3 | 13 | 7,0 | 7 | 2 |
| Carabidae | 25 | 1,0 | 1 | 3 | 100 | 16,4 | 52 | 38 |
| Scydmaenidae | 63 | 2,2 | 4 | 15 | 63 | 3,8 | 5 | 5 |

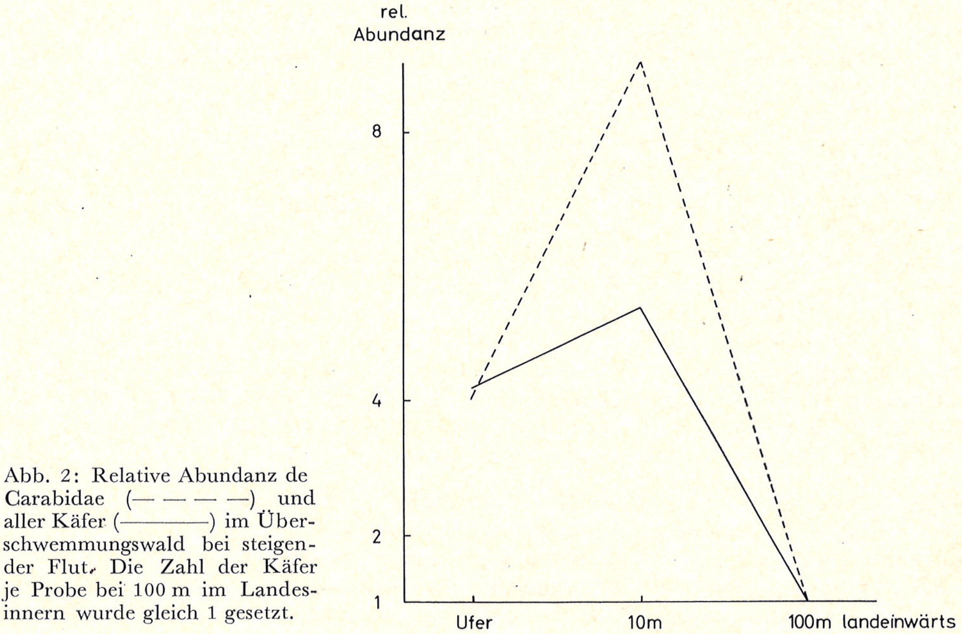



Abb. 2: Relative Abundanz de Carabidae (— — — —) und aller Käfer (————) im Überschwemmungswald bei steigender Flut. Die Zahl der Käfer je Probe bei 100 m im Landesinnern wurde gleich 1 gesetzt.

Bei den größeren Oberflächenformen sind die Unterschiede in der Abundanz noch deutlicher: Während wir in den Wäldern der Terra firme bei Manaus von den häufigen *Staphylinidae, Pselaphidae, Scydmaenidae* zwischen 2,2 und 5 Individuen pro qm finden, sind es in den Überschwemmungswäldern zwischen 14 und 16,4 Tiere (Tab. 3). *Ptiliidae,* die kaum über 1 mm groß werden, werden durch manuelle Aufsammlungen naturgemäß kaum erfaßt. *Staphylinidae* stellen in beiden Biotopen einen Anteil von knapp $^1/_3$ aller Käfer; auf der Terra firme sind große *Pselaphidae* mit 33% noch etwas zahlreicher, wohingegen sie in den Überschwemmungswäldern zurücktreten. Der hohe Dominanzwert von 38% für die *Carabidae* in den Überschwemmungswäldern erklärt sich durch Zeitpunkt und Ort der Probenentnahme: Je 2 Proben wurden bei steigendem Wasser in der Streu direkt am Ufer, 10 m und 100 m landeinwärts genommen. Hier zeigt sich, daß die in Oberflächenaufsammlungen gefangenen größeren Käfer im Bereich zwischen Ufersaum und 10 m landeinwärts 4,2 bis 4,7 mal häufiger sind als im Inneren des Waldes. Es bestätigt sich die an Ort und Stelle getroffene Beobachtung, daß größere schnell bewegliche Tiere vor der langsam steigenden Flut ins Innere fliehen. (vgl. SCHALLER, 1968). Die *Carabidae* eilen, durch ihre besondere Fähigkeit zum Fliegen oder zu ausdauerndem Laufen begünstigt, den meist kleineren übrigen Käfern voraus (Abb. 2). THIELE (1968: 64) weist für den Überschwemmungssaum des Rheins nach, daß fast nur flugfähige Arten diesen instabilen Lebensraum besiedeln können, die dem Hochwasser fliegend ausweichen können. Um vor dem mit rund 0,5 m pro Woche recht langsam steigenden Hochwasser des Amazonas und Rio Negro auszuweichen, dürfte bereits das Laufvermögen der *Carabidae* ausreichen.

Für die kleinen Käfer der BERLESE- oder Mesofauna läßt sich ein solches Ausweichen nicht nachweisen; ihre Abundanz ist mit 9,4 Individuen pro Probe (500 ccm) am Wassersaum sogar etwas niedriger.als im Innern mit 10,5 Ind./Probe (Unterschied bei je 5 Proben nicht gesichert). Diese Käfer werden demnach überflutet. In 16 Streuproben, die wir unter 0,4 bis 4,5 m tiefen Wasserschichten bei steigender Flut nahmen, fanden sich aber lediglich *Dryopidae* (*Helminae*) und *Hydrophilidae* mit mehr als 1 Tier, nämlich 7 bzw. 3 Exemplaren insgesamt; beide Familien gelten als Wasserkäfer. Im Amazonasgebiet leben *Dryopidae* auch in der trockengefallenen Laubstreu und im mineralischen Boden der Überschwemmungswälder, *Hydrophilidae* sogar in der Laubstreu auf der Terra firme. Leider war unser Aufenthalt zu kurz, um bei fallendem Wasser die Wiederbesiedlung eingehender zu verfolgen. Eine Reihe von Bodenproben, die Dr. H. UNGEMACH und ANTONIO DOS SANTOS (Manaus) freundlicherweise, in Fortsetzung unserer eigenen Probenentnahmen, im weiteren Verlaufe des Jahres 1966 und 1967 sammelten, geben uns aber einen Einblick in das Verhalten der Käfer der Mesofauna. Es zeigt sich, daß *Staphylinidae, Pselaphidae, Carabidae* und *Scydmaenidae* in den ersten 4 Wochen, teilweise sogar zum Zeitpunkt des Trockenfallens wieder in der Streu zu finden sind. Die übrigen Familien stellen sich nach und nach ein. Es ist nicht auszuschließen, daß auch die kleineren Käfer das Gebiet durch Flug wiederbesiedeln, doch würde dies eine jahresperiodische Vermehrungsphase zur Zeit des Rückgangs des Hochwassers voraussetzen. Eine solche Jahresperiodik der Fortpflanzung konnten wir bei Oribatiden nachweisen (BECK 1968), doch ist die Frage, ob und wie die Käfer der Mesofauna die 6—8 monatige Überflutung überdauern, nicht beantwortet.

Die quantitative Verteilung der Käfer innerhalb der Überschwemmungswälder ist sehr verschieden. Die mittlere Abundanz der 5 dominierenden Familien *Staphylinidae, Pselaphidae, Ptiliidae, Carabidae* und *Scydmaenidae* zusammen ist im Igapó 3,3 und in der Várzea 11,6 Ind./Probe ($P < 0,02$, vgl. Tab. 4). In beiden Biotopen sind *Staphylinidae* am häufigsten, im Igapó folgen dann *Carabidae* und *Pselaphidae,* in der Várzea *Ptiliidae* und



*Pselaphidae.* Die *Scydmanidae* werden im Igapó noch von *Dryopidae, Nitidulidae* und *Tenebrionidae* übertroffen, während in der Várzea außer den 5 dominierenden Familien nur vereinzelte Exemplare aus anderen Familien vorkommen.

Auch zwischen einzelnen Waldbiotopen auf der Terra firme lassen sich Unterschiede feststellen. Die organische Bodenschicht, fast nur aus wenig zersetzter Streu bestehend, des Hochwaldes auf laterisiertem, lehmigem Boden ist mit 1,8 Individuen/Probe geringer besiedelt als die wesentlich dickere Streu-Rohhumusschicht der Caatinga mit 4,1 Ind./Probe (Differenz statistisch nicht gesichert). Gleichsinnig treten in den Biotopen auf der Terra firme *Staphylinidae* und *Carabidae* gegenüber *Pselaphidae, Ptiliidae* und *Scydmaenidae* zurück. Hochwald und Caatinga sind primäre Urwaldformationen, während die am südlichen Rand des Amazonasbeckens bei Guajará-Mirim am Rio Mamoré untersuchten Wälder Sekundärformationen darstellen, allerdings auf einem anderen Boden, der sich auf mesozoischem Sandstein gebildet hat. Hier ist die Besiedlung mit durchschnittlich 7,8 Ind./Probe signifikant höher gegenüber den Primärwäldern bei Manaus ($P = 0,015$; vgl. Tab. 4).

Tabelle 4. Abundanz der 5 dominierenden Familien Staphylinidae, Pselaphidae, Ptiliidae, Carabidae, Sydmaenidae zusammen in verschiedenen Biotopen (BERLESE-Proben, 500 ccm)

| | | n | Max. | s | M | P | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Überschwemmungs- | Igapó | 34 | 7 | 3,1 | 3,3 | < 0,02 | |
| wälder | Varzea | 24 | 50 | 10,3 | 11,6 | | = 0,045 |
| Primärwälder der | Hochwald | 16 | 8 | 1,5 | 1,8 | > 0,05 | |
| Terra firme | Caatinga | 7 | 8 | 1,1 | 4,1 | | = 0,015 |
| Sekundärwälder bei | Guayara-Mirim | 15 | 28 | 6,1 | 7,8 | | |
| Primärwälder | Epiphyten | 12 | 2 | 1,2 | 1,3 | | |

Tabelle 5. Präsenz und Abundanz der häufigsten Familien in den mineralischen Bodenschichten verschiedener Biotope (BERLESE-Proben, 500 ccm)

| | Terra firme Präsenz % | Terra firme Abundanz Ind./Probe | Inundationsgebiete Präsenz % | Inundationsgebiete Abundanz Ind./Probe |
|---|---|---|---|---|
| 1. Pselaphidae . . . . . . | 54 | 2,0 | 18 | 1,6 |
| 2. Ptiliidae . . . . . . . | 38 | 2,4 | 12 | 2,5 |
| 3. Scydmaenidae . . . . . | 31 | 1,5 | 6 | 1,0 |
| 4. Staphylinidae . . . . . | 8 | 1,0 | 29 | 2,0 |
| 5. Scolytidae . . . . . . . | 8 | 1,0 | 18 | 2,0 |
| 6. Carabidae . . . . . . | 0 | 0 | 18 | 1,3 |
| 7. Dryopidae . . . . . . | 0 | 0 | 18 | 1,0 |

Die Streuung des Mittelwertes gibt einen guten Einblick in die flächenbezogene Stetigkeit der Besiedlung und damit die Gleichförmigkeit der Biotope. In den Überschwemmungswäldern ist sie fast so groß wie der Mittelwert, ebenso im Epiphyten-

bereich; die mikroklimatischen Bedingungen sind in diesen Lebensräumen sehr inhomogen. In den Überschwemmungswäldern bedeutet allein die unterschiedlich lange Überschwemmungsphase von wenigen Wochen bis zu 8 Monaten je nach Höhenlage einen sehr unterschiedlichen Eingriff in die Lebensbedingungen, und im Epiphytenbereich kann man eine beträchtliche tägliche Temperatur- und Feuchteschwankung feststellen, die diejenige im Bodenbereich um ein Vielfaches übertreffen kann. Auch in Streuproben aus dem Hochwald der Terra firme ist die Streuung noch sehr groß. Tatsächlich kann man im Regenwald bei Manaus durchaus regelmäßig erleben, daß nach 4—6 regenfreien Tagen die dünne Schicht organischen Bodenmaterials völlig austrocknet. Nur in den dickeren Rohhumuslagen der Caatingas hält sich stets genügend Feuchtigkeit, und diese gleichmäßigen Bedingungen finden in der niedrigen Streuung des Mittelwertes der Abundanz ihren Ausdruck (vgl. Tab. 4).

Der Mineralboden, der meist schon in 1—3 cm Tiefe beginnt, wurde bis in eine Tiefe von 30—40 cm untersucht. Er ist nur spärlich von Käfern besiedelt. In 22 von 30 insgesamt genommenen Proben fanden sich Käfer, die Abundanz ist mit 3,5 Ind./Probe gering. Nur *Pselaphidae* sind häufig anzutreffen in Böden der Terra firme, *Ptiliidae* und

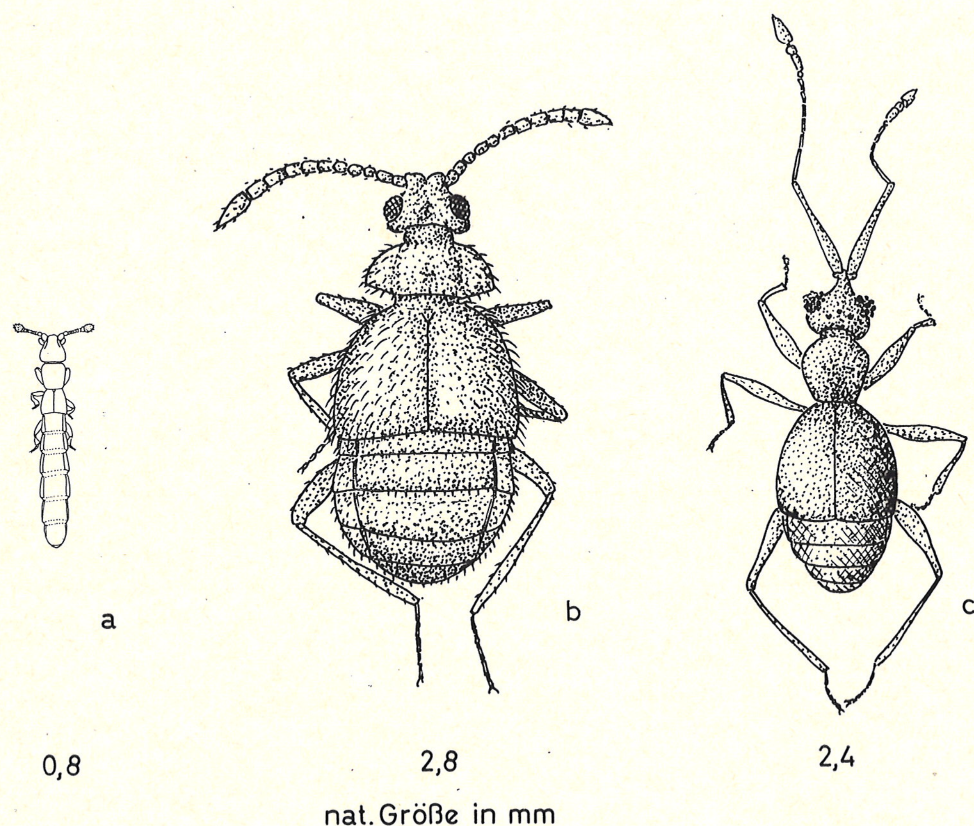



Abb. 3: Pselaphidae aus Terra firme-Wäldern bei Manaus; a) euedaphische Art aus dem mineralischen Boden in 4—12 cm Tiefe, b) hemiedaphische Art aus der Streuschicht, c) epigäische Art der Streuschicht. In der Abbildung ist a) doppelt so stark vergrößert wie b) und c)!



*Scydmaenidae* sind hier noch verbreitet. In den Überschwemmungswäldern sind nur *Staphylinidae* verbreitet, alle anderen Familien sind selten. Die Abundanz einzelner Familien geht nicht über 2,5 Ind./Probe hinaus.

Im wesentlichen dominieren die gleichen Familien wie in den oberen organischen Bodenschichten. Daß es sich dennoch nicht um zufällig in die Proben aus der mineralischen Schicht gelangte Tiere handelt, wird an ihrer Körpergestalt deutlich. Es sind großenteils an das Leben in den engen Hohlräumen des tieferen Bodens angepaßte Formen, die den Lebensformtyp euedaphischer Arthropoden verkörpern. Unter den *Staphylinidae* sind es vorwiegend kleine, schlanke *Osoriinae*. *Pselaphidae*, *Scydmaenidae* und *Ptiliidae* sind mit winzigen Formen vertreten, von denen die *Pselaphidae* noch durch ihre ungewöhnlich langgestreckte, straphylinidenähnliche Körperform auffallen (Abb. 3a). Die Tiere sind durchweg schwach pigmentiert, und ihre Körperanhänge sind sehr kurz. Besonders zu erwähnen sind noch die *Carabidae* der tieferen Bodenschichten der Überschwemmungswälder; es sind grabende *Scaritinae*, meist *Dyschirius*-Verwandte, die als Jäger der hier verbreiteten *Staphylinidae* anzusehen sind.

In der Streuschicht können sich im Gegensatz zu den euedaphischen Formen große Tiere mit langen Körperanhängen entfalten, die den Lebensformtyp epigäischer Arthropoden charakterisieren (Abb. 3c).

Als Beispiel für eine Reihe verschiedener Lebensformtypen innerhalb einer Familie seien die *Pselaphidae* genannt. Sie umfassen von langbeinigen, langfühlerigen Formen (Streuschicht), Tieren mit Drüsenanhängen am Abdomen (Ameisengäste), dem häufigsten, „normalen“ Typ (Streu- und Rohhumusschicht) bis zu winzigen, schlanken, pigment- und augenlosen Tiefenformen alle Lebensformtypen vom epigäischen über hemi- zu euedaphischen (Abb. 3).

## Summary

The pedozoological material, collected by Prof. F. Schaller and L. Beck during a 6 month's stay in the Brazilian Amazon basin contains beetles of 35 families (table 1) They are predominantly small hemi- and euedaphic forms, represented in more than 90% of the samples with an average of 9 individuals/sample in organic soil strata, and 2,6 individuals/sample in mineral soils. 5 families, i. e. *Staphylinidae*, *Pselaphidae*, *Ptiliidae*, *Carabidae* and *Scydmaenidae*, are dominant with 72% of the total number of beetles.

The examination of different biotopes gives the following results: In the "Berlese-samples" from woodlands of Terra firme, *Ptiliidae* and *Pselaphidae* are dominant with 57%, in the woodlands of inundation regions *Staphylinidae* alone represent 46% and *Pselaphidae* 23% of the total number (table 2). Great differences are found in the abundance of the large beetles from surface-samples: In Terra firme 2,2—5 individuals/sample of *Staphylinidae*, *Pselaphidae* and *Scydmaenidae*, in inundation regions 14—16,4 individuals/sample of *Staphylinidae*, *Pselaphidae* and *Carabidae* (table 3). These differences are partly due to a massmeeting of large beetles along the border as a result of the increasing flood in the inundation regions of the Amazon and Rio Negro rivers (figure 2). The survival of the small beetles during the flood and the recolonisation of the flooded areas after water recession are discussed.

The density of colonisation in the two types of inundation woodlands, i. e. in Igapó and Várzea, as well as that of the primary woodlands of Terra firme and of the secondary woodlands in the region of the upper Madeira river near Guajará-Mirim, are significantly different (table 4).

Only few beetles live in the deeper mineral soils (table 5). The families living there, like *Pselaphidae*, *Ptiliidae* and *Scydmaenidae*, are characterised as "euedaphische Lebensformen" by many adaptations, such as small, thin bodies, short extremities, and a scarcity of pigments. Among the *Staphylinidae* and *Carabidae* (*Scaritinae*) from mineral soils, digging forms are typical.

## Sumário


O material pedozoológico coletado pelo Prof. F. Schaller e por L. Beck durante um estágio de 6 mêses na Amazônia brasileira contem 35 famílias de coleópteros (Tabela 1). Estes são predominantemente representados por formas pequenas, hemiedáficas e euedáficas, e encontram-se em mais de 90% das amostras, com uma abundância média de 9 indivíduos/amostra na camada orgânica do solo, e 2,6 indivíduos/amostra no solo mineral. *Staphylinidae*, *Pselaphidae*, *Ptiliidae*, *Carabidae* e *Scydmaenidae* constituem juntos 72% do total de coleópteros.

Da análise de diferentes biótopos resulta o seguinte: nas matas de terra firme dominam *Ptiliidae* e *Pselaphidae*, que representam juntos 57% de todos os besouros coletados com funis de Berlese; nas matas de inundação os *Staphylinidae* perfazem sôzinhos 46%, seguidos pelos *Pselaphidae* com 23% (Tabela 2). Entre os besouros maiores das coletas de superfície verificam-se grandes diferenças na abundância. Em terra firme, a abundância de *Staphylinidae*, *Pselaphidae* e *Scydmaenidae* varia entre 2,2 e 5 indivíduos/amostra; nas regiões inundáveis, êste valor varia de 14 a 16,4 para os *Staphylinidae*, *Pselaphidae* e *Carabidae* (Tabela 3). Estas diferenças são em parte explicadas pelo ajuntamento em massa dos coleópteros maiores na margem durante as enchentes nas regiões inundáveis do Rio Amazonas e do Rio Negro (Fig. 2). A sobrevivência dos besouros pequenos à submersão e a recolonização da região submersa após a diminuição das águas são discutidas.

A densidade de população nos dois tipos de matas inundáveis, igapó e várzea, assim como nas matas primárias de terra firme ao redor de Manaus e nas matas secundárias perto de Guajará-Mirim difere significativamente (Tabela 4). O solo mineral é escassamente povoado (Tabela 5). Os representantes dos *Pselaphidae*, *Ptiliidae* e *Scydmaenidae* que aqui vivem, apresentam adaptações tais como corpo diminuto e delgado, extremidades curtas, fraca pigmentação, que os caracterizam como "euedaphische Lebensformen". Entre os *Staphylinidae* e *Carabidae* (*Scaritinae*) encontram-se formas cavantes.




## Literatur


Beck, L., 1963: Zur Ökologie und Taxionomie der neotropischen Bodentiere I. Zur Oribatiden-Fauna Perus. — Zool. Jb. Syst., **90**: 299—392. Jena.

Beck, L., im Druck: Zum jahreszeitlichen Massenwechsel zweier Oribatidenarten (Acari) im neotropischen Überschwemmungswald. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. Innsbruck 1968 Leipzig.

Costa Lima, A. da, 1952—56: Insetos do Brasil, **7—10**, Coleópteros. — Escola Nac. Agronomia, Sér. Didactica. Rio de Janeiro.

Dammermann, K. W., 1925: First contribution to a study of the tropical soil and surface fauna. — Treubia, **6**: 107—139.

Dunger, W., 1964: Tiere im Boden. — Neue Brehm-Bücherei, **327**. A. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.

Jeannel, R.& Paulian, R., 1949: Ordre des Coléoptères, Partie systématique, in: Traité de Zoologie, **9**: 892—1077. Paris.

Müller, G., 1965: Bodenbiologie. — G. Fischer, Jena.

Murphy, P. W., 1962: Progress in Soil Zoology. — Butterworths, London.

Schaller, F., im Druck: Zur Frage des Formensehens bei Collembolen.— Verh. Dtsch. Zool. Ges. Innsbruck 1968. Leipzig.

Thiele, H.-U., 1968: Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? — Naturwiss. Rundschau, **21**: 57—65. Stuttgart.

Williams, E. C., 1941: An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest. — Bull. Chicago Acad. Sc., **6** (4): 63—124. Chicago.